

УДК 576.895.122

**НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ТРЕМАТОДОФАУНЫ
ПРЕСНОВОДНОГО МОЛЛЮСКА *MELANOPSIS PRAEMORSA* (L.)
В ВОДОЕМАХ АЗЕРБАЙДЖАНА.
3. НОВЫЕ СТИЛЕТНЫЕ ЦЕРКАРИИ**

© А. А. Манафов

Институт зоологии НАН Азербайджана
Проезд 1128, квартал 504, Баку, 1073, Азербайджан
E-mail: asif_abbasoglu@mail.ru
Поступила 20.07.2009

Приводятся описание строения, рисунки и дифференциальные диагнозы 3 новых близкородственных форм стилетных церкарий — *Cercaria agstaphensis* 8, *Cercaria agstaphensis* 16 и *Cercaria agstaphensis* 21. Особое внимание уделено вооружению тегумента, строению железистого аппарата, экскреторной и пищеварительной системам и другим особенностям строения церкарий, имеющим важное таксономическое значение.

Ключевые слова: стилет, *Melanopsis praemorsa*, *Cercaria agstaphensis*, морфология, хетотаксия.

Настоящая работа является продолжением начатого в 1982 г. цикла исследований по изучению трематодофауны пресноводных переднежаберных моллюсков *Melanopsis praemorsa* (L., 1758) из водоемов Азербайджана. К настоящему времени обнаружены личинки и партениты 41 вида трематод, из них 23 являются стилетными церкариями (Xiphidiocercariae). Ранее нами уже было описано несколько форм виргулидных стилетных церкарий (Манафов, 2008, 2010, 2011). Настоящее сообщение посвящено детальному описанию морфологии и хетотаксии еще 3 новых форм Xiphidiocercariae с зачаточной виргулой или совсем лишенных ее — *C. agstaphensis* 8, *C. agstaphensis* 16 и *C. agstaphensis* 21.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сборы моллюсков проводились с 1982 по 2008 г. в различных водоемах Азербайджана (реки Кура, Акстафачай, Джогаз, Кюрекчай, Акстафинское, Мингечаурское, Варваринское, Шемкирское и Еникендское водохранили-

ща, ручейки, родники, артезианы, каналы и другие водоемы южного склона Большого Кавказа и северо-восточного склона Малого Кавказа). Всего было обследовано 96 718 экз. моллюсков.

Для выявления зараженных особей собранных моллюсков рассаживали по одному в стеклянные заполненные водой сосуды объемом 25 см³ на 12—24 ч и более. Для выявления эмиссии церкарий использовали бинокляр МБИ-1. Изучение морфологии партенит, церкарий и метацеркарий проводилось на живом материале на вполне зрелых особях. Для этой цели использовали микроскопы: МБИ-3 и МБИ-15 с фазово-контрастным устройством ФК-4. Все рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4. Для выявления сенсилл у церкарий использован как традиционный метод импрегнации нитратом серебра (Гинецинская, Добровольский, 1963), так и различные его модификации (Алекперов, Манафов, 1995). Для анализа хетотаксии использована номенклатура Ришар (Richard, 1971) с дополнениями Байссад-Дюфо (Baussade-Dufour, 1979).

Измерение партенит и личинок проводили на материале, фиксированном в 4%-ном формалине и 3 %-ном растворе нитрата серебра. В каждом случае для измерения брали по 15 экз. личинок.

Результаты измерений были обработаны статистически: вычислены средняя арифметическая величина (М), среднее квадратическое отклонение (G), и коэффициент вариации (CV) (Плохинский, 1978). Рассчитана ошибка экстенсивности инвазии (m_p) для каждого водоема (Петрушевский, Петрушевская, 1960).

Впервые описанным формам личинок присвоено название *Cercaria agstaphensis* с соответствующим порядковым номером по названию реки Акстафачай.

Cercaria agstaphensis 8 (рис. 1, *a—e*)

Очень мелкие церкарии (табл. 1; рис. 1). Тело церкарии удлинено-овальной формы, часто с несколько расширенным передним концом. Хвост сильно сократим. У живых личинок его длина существенно (в 1.5—2 раза) превышает длину тела личинки.

Ротовая присоска очень крупная, ее диаметр почти в 2 раза превышает диаметр брюшной (табл. 1). Последняя локализуется ближе к заднему концу тела личинки. Овальное отверстие брюшной присоски вытянуто в поперечном направлении.

Покровы личинки вооружены хорошо заметными тонкими шипиками. В области брюшной присоски их длина немного увеличивается. Хвост не вооружен. Ротовая присоска вооружена мощным стилетом, длина которого составляет не менее 1/2 диаметра присоски. Стилет тонкостенный. Плечики выражены отчетливо. Стволик стилета по направлению к заднему концу незначительно расширяется и заканчивается бульбой.

Округлое ротовое отверстие располагается субтерминально. Оно ведет в постепенно сужающуюся полость. Край ротового отверстия утолщен и гиалинизирован, что можно рассматривать как зачаток виргулы. Короткий, плохо выраженный префаринкс переходит в глотку, образованную еще слабо дифференцированными миообластями. Глотка часто плотно прилега-

Таблица 1

Размеры *Cercaria agstaphensis* 8, ммTable 1. Measurements of *Cercaria agstaphensis* 8, mm

Показатели	Размеры (min—max)	Средний размер (М)	Среднее квадратическое отклонение (G)	Коэффициент вариации (CV)
Длина тела	0.073—0.085 (0.060—0.065)	0.076 (0.061)	0.004 (0.003)	5.26 (4.92)
Ширина тела	0.057—0.061 (0.047—0.052)	0.058 (0.048)	0.002 (0.002)	3.45 (4.17)
Длина хвоста	0.083—0.096 (0.065—0.068)	0.089 (0.066)	0.004 (0.001)	4.49 (1.52)
Диаметр ротовой присоски	0.027—0.031 (0.021—0.023)	0.029 (0.022)	0.001 (0.001)	3.45 (4.55)
Диаметр брюшной присоски	0.014—0.017 (0.014—0.017)	0.016 (0.016)	0.001 (0.001)	6.25 (6.25)
Стилет	0.013—0.016 (0.013—0.014)	0.014 (0.014)	0.001 (0.0003)	7.14 (2.14)

Примечание. В таблицах без скобок приводятся размеры церкарий, фиксированных в 4%-ном формалине, а в скобках — 3%-ном нитрате серебра.

ет к ротовой присоске. Пищевод узкий и длинный, до переднего края брюшной присоски прослеживается хорошо. Ветви кишечника доходят до уровня середины брюшной присоски. И пищевод, и ветви кишечника зачаточные, лишены просвета.

Железы проникновения представлены 3 парами клеток, лежащими по краям тела продольными рядами. 1-я пара обычно локализуется на уровне передней половины брюшной присоски. 2-я пара клеток занимает уровень задней половины брюшной присоски. Более крупные клетки 3-й пары располагаются между брюшной присоской и ветвями мочевого пузыря (рис. 1, б). Клетки 1-й и 2-й пар содержат секрет в виде крупных прозрачных гранул. В цитоплазме клеток 3-й пары секрет представлен мелкими, сильно преломляющими свет гранулами. Из-за этого они кажутся более темными, чем клетки первых 2 пар. В зависимости от степени сокращения задней половины тела личинки положение всех 3 пар желез относительно брюшной присоски немного меняется: они смещаются в сторону переднего конца тела (рис. 1, в).

Широкие протоки желез проникновения направляются к переднему концу тела двумя латеральными пучками, дорзо-латерально огибают ротовую присоску и самостоятельными порами открываются наружу. Выводные отверстия протоков первых двух пар клеток открываются у основания острия, а протоки третьей пары — на уровне середины стволика стилета. В субтегументальном слое личинки располагаются многочисленные цистогенные клетки, содержащие мелкие гранулы секрета и сильно маскирующие внутренние органы, особенно каналы выделительной системы.

Экскреторная формула: $2 [(2+2+2)+(2+2+2)] = 24$. Передние продольные собирательные каналы в своей дистальной части чаще всего проходят по внутренней границе протоков желез проникновения. Далее они огибают изнутри клетки первой пары с медианной стороны и по границе между ними и клетками второй пары направляются к боковым поверхностям тела, переходя на наружный край желез проникновения. Место слияния

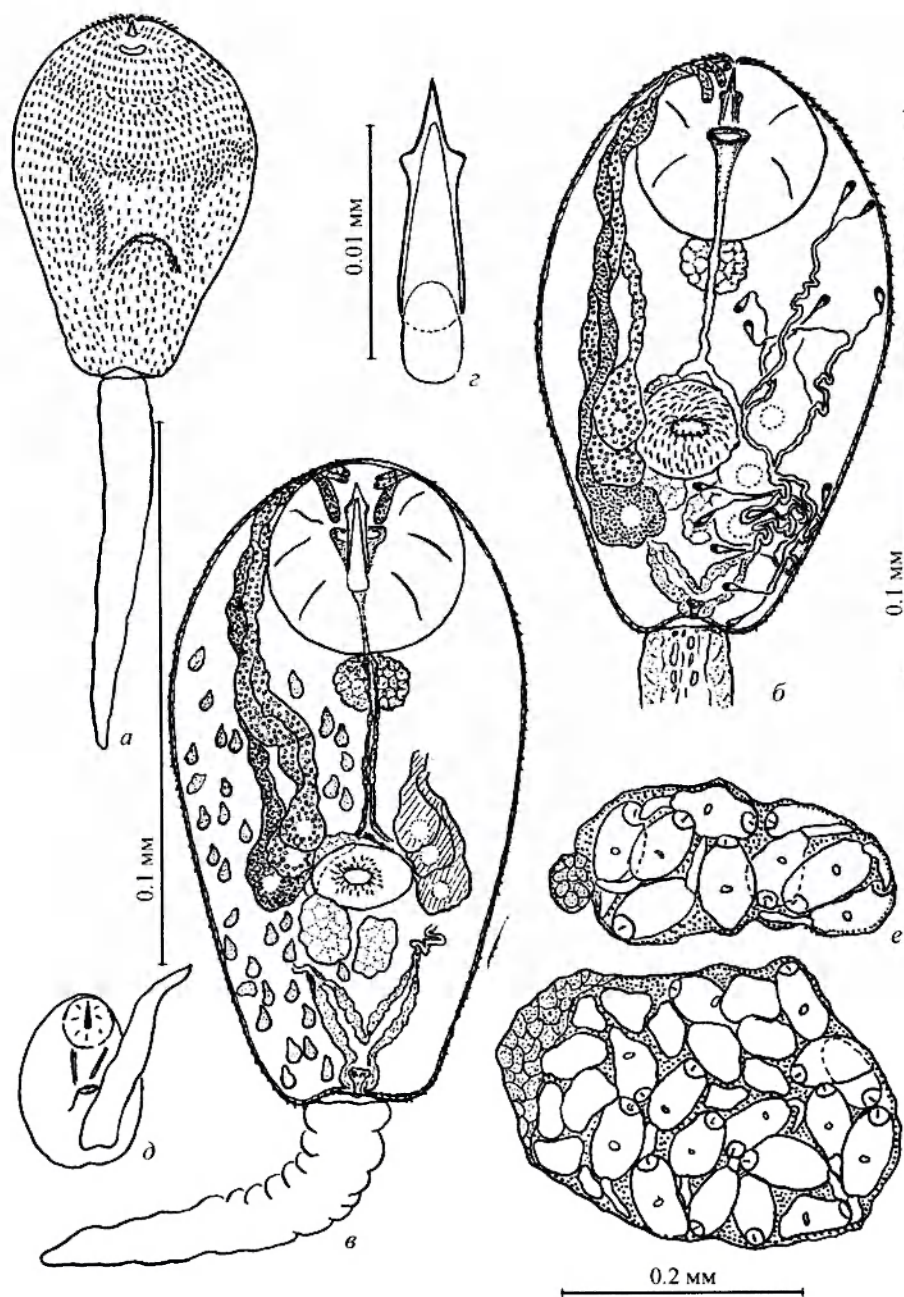


Рис. 1. *Cercaria agstaphensis* 8.

a — общий вид и вооружение личинки; *б, в* — схема стросния церкарии; *г* — стилет; *д* — личинка в позе покоя; *е* — спороциста.

передних и задних продольных собирательных каналов обычно залегает на уровне заднего края брюшной присоски. Главные собирательные каналы впадают в ветви мочевого пузыря терминально.

Мочевой пузырь V-образной формы. Стенки мочевого пузыря образованы клетками с зернистой цитоплазмой. Экскреторная пора открывается у основания хвоста.

Половой зачаток состоит из 3 участков, имеющих разную форму и величину. Первый, С-образный участок лежит дорзо-латерально по передне-боковому краю брюшной присоски. Второй и третий участки полового зачатка находятся в промежутке между присоской и мочевым пузырем.

Паренхима личинки не содержит капель жира.

Церкарии развиваются в относительно крупных, мешковидных спороцистах (рис. 1, е). Длина спороцист — 0.385—0.526 мм, ширина — 0.110—0.286 мм. Каждая спороциста содержит от 12 до 38 сформированных церкарий и эмбрионов, находящихся на разных стадиях развития.

Дифференциальный диагноз *C. agstaphensis* 8 приводится вместе с другими церкариями в разделе «Обсуждение».

Cercaria agstaphensis 21 (рис. 2, а—д)

Очень мелкие церкарии с удлинено-овальным телом (табл. 2; рис. 2). Хвост длинный, даже в сокращенном состоянии его длина практически всегда превышает длину тела личинки. Ротовая присоска очень крупная. Брюшная присоска значительно уступает ей по размерам и располагается в задней половине тела. Наружное отверстие брюшной присоски вытянуто в продольном направлении.

Покровы личинки вооружены очень мелкими шипиками (рис. 2, а, б), размеры которых незначительно возрастают в области брюшной присоски. Ротовая присоска несет мощный стилет, длина которого составляет 2/3 диаметра присоски. Стилет тонкостенный. Плечики выражены хорошо. Стволик относительно короткий. Его длина обычно равна длине бульбы.

Таблица 2

Размеры *Cercaria agstaphensis* 21, мм

Table 2. Measurements of *Cercaria agstaphensis* 21, mm

Показатели	Размеры (min—max)	Средний размер (М)	Среднее квадратическое отклонение (G)	Коэффициент вариации (CV)
Длина тела	0.059—0.073 (0.057—0.062)	0.063 (0.060)	0.005 (0.001)	7.94 (1.67)
Ширина тела	0.036—0.044 (0.039—0.046)	0.039 (0.041)	0.003 (0.003)	7.69 (7.32)
Длина хвоста	0.055—0.085 (0.065—0.072)	0.075 (0.068)	0.008 (0.002)	10.67 (2.94)
Диаметр ротовой присоски	0.020—0.029 (0.023—0.026)	0.025 (0.024)	0.003 (0.001)	12.0 (4.17)
Диаметр брюшной присоски	0.016—0.018 (0.012—0.016)	0.016 (0.013)	0.002 (0.001)	12.05 (7.69)
Стилет	0.014—0.016 (0.013—0.014)	0.015 (0.013)	0.001 (0.0003)	6.67 (2.31)

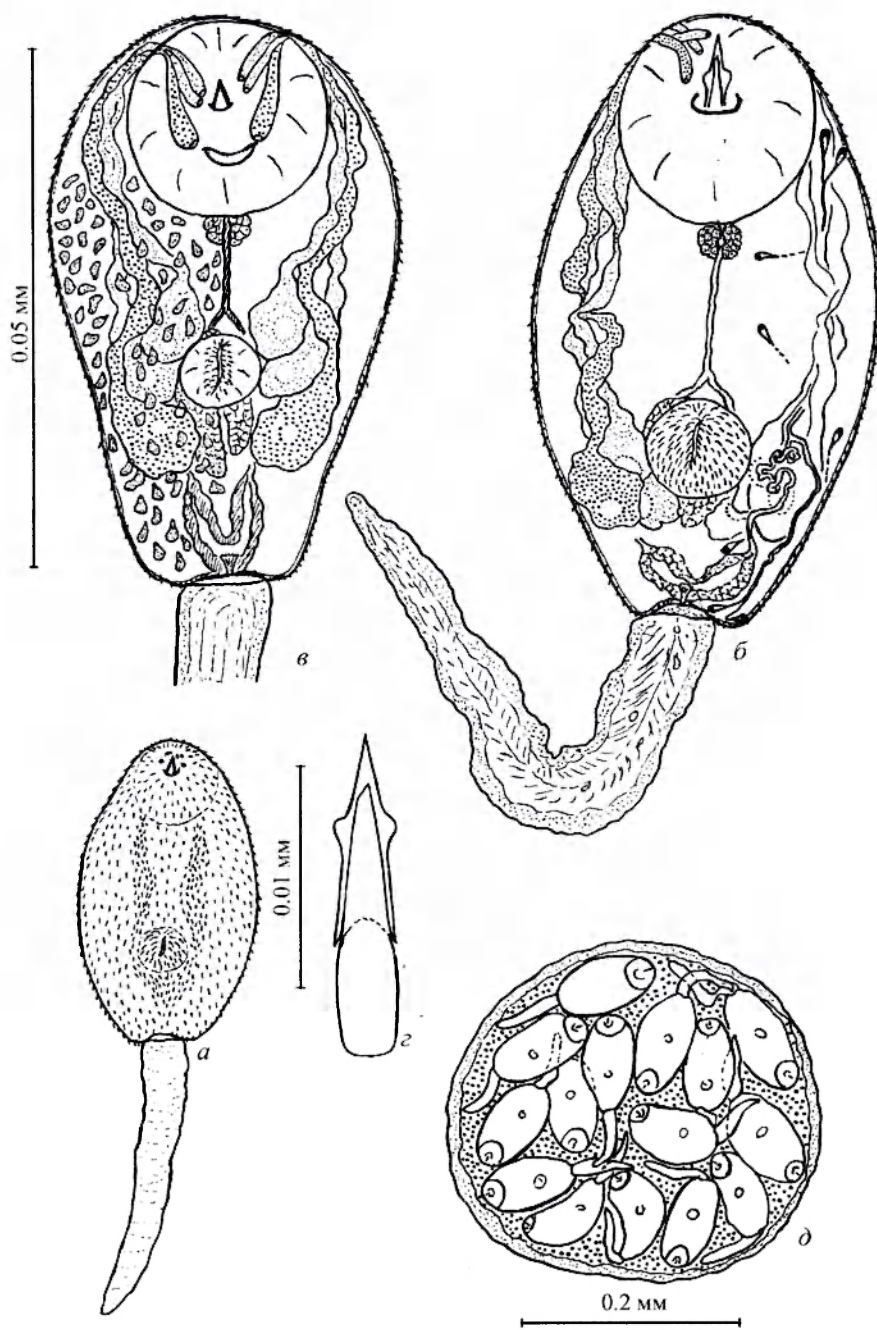


Рис. 2. *Cercaria agstaphensis* 2.

a — общий вид и вооружение церкарии; *б, в* — схема стросния; *г* — стилет; *д* — спороциста.

Таблица 3

Хетотаксия *Cercaria agstaphensis* 21Table 3. The chaetotaxy of *Cercaria agstaphensis* 21

Головной отдел (рис. 3, а, з, д)	0 AII V; 4 AII L; — AII D
Область ротового отверстия: 0 CI D ₁ ; 5(4)	0 AIII V; 1 AIII L; 1 AIII D
CI L;	2 MV; 2 ML; 1 MD
1 CII ₁ ; 3 CII ₂ ; 3(2) CII ₃ ; 1 CII ₄	1 PI V; 0 PI L; 1 PI D
1 CIII ₁ ; 1 CIII ₂ ; 2 CIII ₃	0 PII V; 0 PII L; 0 PII D
Область стилета (рис. 3, з, д)	0 PIII V; 0 PIII L; 0 PIII D
6(5, 7) StV; 3—5 St ₁ ; 4 St ₂	3 (3/0) Act
3 StD; 2(3)+6 StDL	Хвост: 2 T
Тело (рис. 3, а, б, в)	
0 AI V; 1 AI L; 2(3,4)+4+2(3,4) AI D	

Хвост не вооружен. Округлое ротовое отверстие располагается субтерминально. Оно ведет в узкую, постепенно сужающуюся полость. Виргула отсутствует. Префаринкс очень короткий и слабо выражен. Из-за этого кажется, что небольшая глотка, образованная еще миобластами, плотно прилегает к ротовой присоске. Пищевод узкий и длинный. Место бифуркации кишечника находится перед брюшной присоской. Ветви кишечника прослеживаются лишь до уровня передней границы брюшной присоски.

Железы проникновения представлены 3 парами клеток, которые обычно локализуются в задней половине тела. 2 пары относительно небольших клеток смещены к середине тела личинки и прижаты к брюшной присоске (рис. 2, б). Они содержат очень мелко гранулированный, слабо преломляющий свет секрет, в силу чего кажутся прозрачными. Секрет 3-й, латеральной пары клеток тоже мелкогранулирован, но сильно преломляет свет, из-за чего они выглядят относительно темными. Протоки желез проникновения толстые. Они направляются к переднему концу тела двумя латеральными пучками, дорзо-латерально огибают ротовую присоску и открываются наружу у переднего конца стилета. Выводные отверстия протоков первых 2 пар располагаются ближе к острию стилета. Протоки же латеральной пары клеток открываются ближе к середине стилета, по бокам от ротового отверстия. Как правило, первые 2 пары желез в значительной мере маскируются клетками 3-й пары и их широкими протоками.

В субтегументальном слое располагаются многочисленные цистогенные клетки, сильно маскирующие внутренние органы личинки. При сокращении заднего конца тела церкарии брюшная присоска смещается вперед. Вслед за ней сдвигаются и первые две пары клеток так, что все железы располагаются двумя почти правильными продольными рядами (рис. 2, в).

Выделительная система личинки не изучена полностью. И в пре-, и в постацетабулярной области обнаружено лишь по 4 пары циртоцитов. Проследить же ход каналов, а соответственно и характер объединения циртоцитов в группы не удалось. Возможны два варианта трактовки полученных данных: $2 [(2+2)+(2+2)] = 16$ или $2 [(2+1+1)+(1+1+2)] = 16$. Продольные со-

бирательные каналы на уровне середины брюшной присоски сливаются и дают начало двум главным собирательным каналам. Последние уже на уровне задней половины брюшной присоски образуют несколько петель и изгибов и впадают в ветви мочевого пузыря. Мочевой пузырь V-образной формы. Его стенки отчетливо эпителизованы. Клеточные тела содержат зернистую цитоплазму. Экскреторная пора открывается у основания хвоста.

Половой зачаток слабо дифференцирован, состоит из двух плотных скоплений клеток. Большой С-образный участок с утолщенным задним концом лежит дорзально по краю брюшной присоски. Самый задний его конец часто маскируется клетками желез проникновения. 2-й участок маленький, имеет неправильную овальную форму и целиком располагается у заднего края брюшной присоски.

Сенсорный аппарат *Cercaria agstaphensis* 21 (табл. 3; рис. 3, а—д) характеризуется значительным своеобразием хетотаксии. Подобный вариант не встречен ни у одной из обнаруженных нами личинок. Очень мощного развития достигают скопления сенсилл в области протоков желез проникновения (CIL и StV). В то же время группы St₁ и St₂ невелики по составу. Заметной редукции подвергаются постацетабулярные вентральные ряды, свойственные практически всем остальным изученным нами личинкам. Две вентральные группы, занимающие положение AIII—MV, целиком смещаются на уровень брюшной присоски (2 MV) и тесно приближаются к ней. Постоянным элементом латерального рисунка является поперечный ряд из 4 сенсилл (1+2+1 или 1+3), занимающий положение AIII. Из варьирующих элементов в первую очередь следует отметить терминальные группы AID, в которых количество сенсилл колеблется от 2 до 4, и задние группы StDL (1—3). Реже изменяется состав группы СП₃ (3—2).

Паренхима личинки не содержит капель жира.

Церкарии развиваются в округлых спороцистах с довольно толстыми стенками (рис. 2, д). Диаметр спороцист колеблется в пределах 0.121—0.385 мм. Количество эмбрионов и церкарий в спороцистах может достигать 30.

Cercaria agstaphensis 16 (рис. 4, а—е)

Очень мелкие церкарии с удлинено-овальным, сильно сократимым телом (табл. 4; рис. 4). Хвост очень длинный, сильно сократимый, даже в сокращенном состоянии его длина превышает длину тела личинки. Ротовая присоска крупная, ее диаметр в 2 раза превышает диаметр брюшной. Последняя немного смещена в заднюю половину тела. Покровы тела личинки вооружены мелкими шипиками одинаковых размеров. Только по краю брюшной присоски располагаются более длинные шипы. Хвост не вооружен. Ротовая присоска несет относительно мощный, толстостенный стилет, длина которого составляет 2/3 диаметра присоски. Стенки стволика почти параллельны. Стилет оканчивается большой бульбой, тупо срезанной на заднем конце. Форма и длина стилета стабильны.

Ротовое отверстие располагается субтерминально. Оно ведет в узкую полость. Виргула отсутствует. Префаринкс не прослеживается. Грушевид-

Таблица 4

Размеры *Cercaria agstaphensis* 16, ммTable 4. Measurements of *Cercaria agstaphensis* 16, mm

Показатели	Размеры (min—max)	Средний размер (М)	Среднее квад- ратическое отклонение (G)	Кoeffи- циент вариации (CV)
Длина тела	0.060—0.072 (0.061—0.065)	0.065 (0.063)	0.004 (0.001)	6.15 (1.59)
Ширина тела	0.042—0.052 (0.039—0.044)	0.046 (0.041)	0.003 (0.002)	7.59 (4.88)
Длина хвоста	0.068—0.091 (0.057—0.070)	0.080 (0.061)	0.007 (0.006)	8.75 (9.84)
Диаметр рото- вой присоски	0.023—0.029 (0.021—0.025)	0.026 (0.023)	0.001 (0.001)	3.85 (4.35)
Диаметр брюш- ной присоски	0.013—0.016 (0.013—0.014)	0.013 (0.013)	0.001 (0.0004)	7.69 (3.07)
Стилет	0.017—0.018 (0.016—0.018)	0.018 (0.017)	0.001 (0.001)	5.55 (5.88)

ная глотка плотно прилегает к ротовой присоске. Пищевод и ветви кишечника тонкие, но в целом хорошо развиты. Место бифуркации располагается непосредственно перед брюшной присоской. Ветви кишечника достигают уровня середины последней. На всем протяжении пищеварительного тракта в нем отчетливо выявляется просвет.

Железистый аппарат церкарий представлен 3 парами относительно крупных клеток, занимающих пространство от уровня середины брюшной присоски до концов ветвей мочевого пузыря. 1-я и 3-я пары контрастно выделяются на фоне окружающей их паренхимы, и потому хорошо заметны. Клетки 1-й пары желез проникновения смещены к середине тела и прилегают к брюшной присоске, а 3-й занимают более латеральное положение уже сильно позади брюшной присоски. Эти клетки относительно крупные, имеют почти одинаковые размеры. Железы проникновения 2-й пары выглядят оптически пустыми, так как содержат прозрачный гомогенный секрет. Рассмотреть их удастся с некоторым трудом. Они расположены дорзально между клетками 1-й и 3-й пар и примыкают к брюшной присоске на уровне ее задней половины. Их размеры значительно уступают размерам остальных желез проникновения.

Экскреторная формула: $2 [(2+2)+(2+2)] = 16$. Передние продольные собирательные каналы в своей дистальной части проходят снаружи от протоков желез проникновения. Они сливаются с задними продольными каналами и дают начало главным собирательным каналам на уровне середины брюшной присоски латерально, у самого края тела. По своему ходу главные собирательные каналы образуют несколько простых петель и вливаются в боковые ветви мочевого пузыря терминально. Стенки V-образного мочевого пузыря образованы мелкими клетками с тонкозернистой цитоплазмой. Экскреторная пора открывается у основания хвоста.

Продвинутый в своем развитии половой зачаток представлен тремя клеточными скоплениями. 1-е скопление С-образной формы огибает брюшную присоску дорзо-латерально. Два скопления, расположенные за брюшной присоской, имеют округлую или овальную форму.

В субтегументальном слое личинки в большом количестве залегают цистогенные железы — неправильной формы клетки, заполненные тонко-

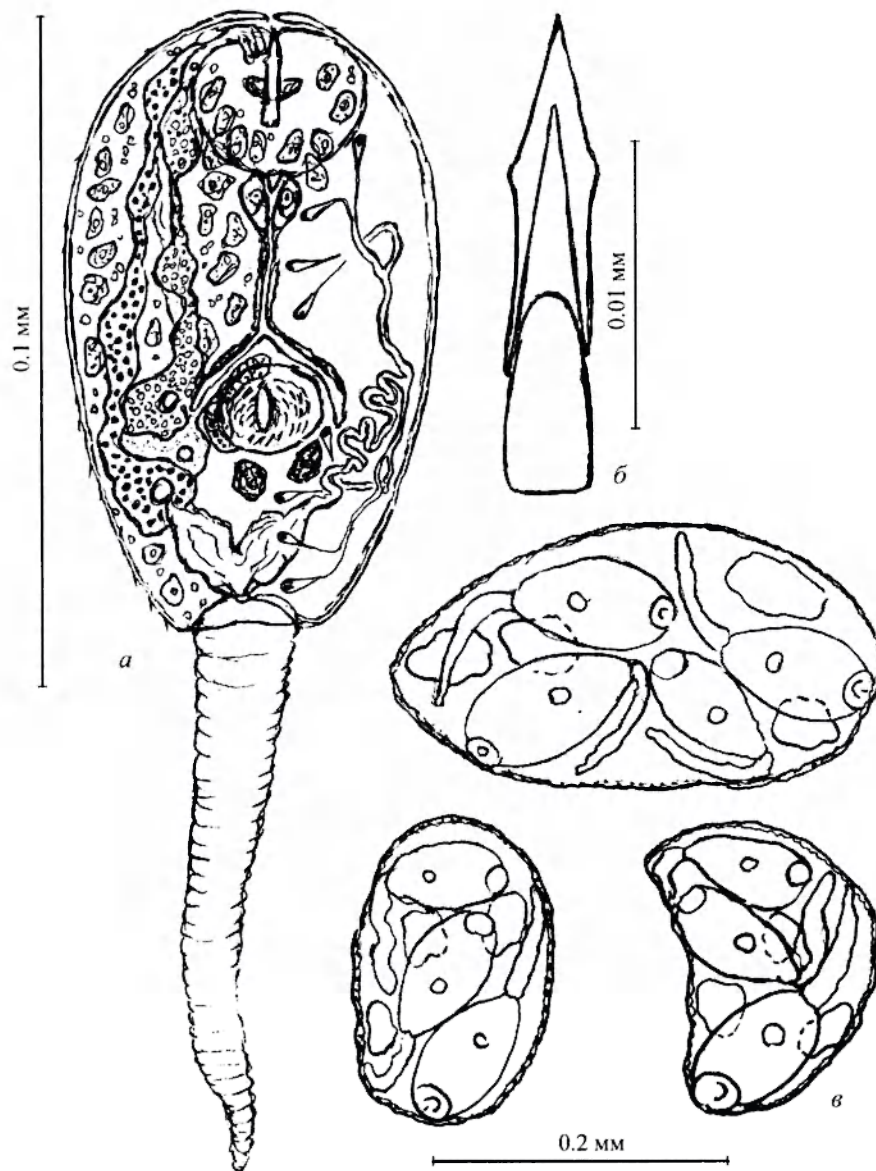


Рис. 4 *Cercaria agstaphensis* 16.

а— общий вид и схема строения церкарии, б— стилет, в— спороцисты.

зернистым относительно темным секретом. Их присутствие сильно затрудняет изучение деталей внутреннего строения церкарий.

Паренхима личинки содержит редкие мелкие капли жира.

Церкарии развиваются в овальных спороцистах (рис. 4, в). Длина спороцист — 0.176—0.418 мм, ширина — 0.110—0.176 мм. Стенки спороцист довольно толстые. Каждая спороциста содержит 2—4 зрелые церкарии и столько же эмбрионов.

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время подавляющее большинство исследователей отмечают принципиальную важность хетотаксии для решения самых разных проблем, начиная с диагностики личинок и кончая выявлением филогенетических связей между разными группами трематод. Особенно широкое распространение эти исследования получили после работ Ришар (Richard, 1971) и Байссад-Дюфо (Bayssade-Dufour, 1979), в которых была разработана номенклатура сенсилл, выявляемых на теле личинок. В настоящее время эта номенклатура подвергается обоснованной критике (Галактионов, Добровольский, 1987), однако другой пока просто нет. Детальное изучение расположения сенсилл у 11 видов стилетных церкарий позволило нам выделить по крайней мере 5 типов хетотаксии, довольно существенно различающихся между собой (Манафов, 1990). Из описанных в настоящей работе личинок хетотаксию удалось изучить лишь у *Cercaria agstaphensis* 21. Своеобразие рисунка расположения сенсилл на теле *Cercaria agstaphensis* 21 (табл. 3; рис. 3) заставило нас выделить его в особый тип хетотаксии, характерные особенности которого рассмотрены ниже.

Довольно многочисленные сенсиллы на переднем конце тела не образуют четко геометризованного рисунка. Четыре относительно рыхлые группы сенсилл окружают наружные отверстия протоков желез проникновения (4—5 CIL; 5—7 StV). Более постоянны по составу 2 группы из 6 сенсилл каждая (3 CII₂ + 3 CII₃), образующие два косо расположенных поля. Между ними отчетливо выявляется 2 прямоугольных треугольника (1 CII₁ + 1 CIII₁ + 1 CIII₂). Дорзальные элементы представлены поперечным рядом AID (4+4+4) (иногда боковые дополнительные группы содержат по 3 сенсиллы) и двумя парами 1 AIIID-1 MD. На латеральных поверхностях сенсиллы располагаются в виде крестообразной фигуры: 1 AID-4 AIIIL-1 AIIIL—2 M. Довольно часто сенсиллы 1 AIL отсутствуют, и тогда рисунок становится Т-образным. На вентральной поверхности сенсиллы сильно редуцированы. Имеется лишь 2 пары сенсилл по бокам от брюшной присоски (2 MV) и 2 одиночные сенсиллы в зоне PI. Присоска, как и у большинства остальных изученных нами церкарий, несет 3 сенсиллы в своей передней половине.

Следует подчеркнуть, что все исследованные нами стилетные церкарии несут на хвосте 2 сенсиллы, располагающиеся дорзально в поперечном направлении. Такая локализация каудальных сенсилл присуща только личинкам 3 групп Plagiorchiida: семействам Renicolidae, Microphallidae и Lecithodendriidae (s. l.). Церкарии Plagiorchoidea и Ochetosomatoidea тоже на хвосте несут 2 сенсиллы, однако последние всегда располагаются в продольном направлении.

По своему строению *C. agstaphensis* 21 и *C. agstaphensis* 8 наиболее близки к *C. indica* XVI Sewell, 1922, описанной из моллюсков *Melanoides tuberculata*. Размеры этих мелких личинок очень сходны. Одинаково устроены и железы проникновения. Наиболее существенные различия связаны с вооружением личинок. У обнаруженных нами видов шипики имеются лишь на теле, а хвост полностью лишен их. Что же касается *C. indica* XVI, то у нее на поверхности тела шипики обнаружить не удалось. Они имеются только на брюшной присоске. Хвост же весь покрыт шипиками,

размеры которых увеличиваются в дистальной трети этого органа. Существенно различается и форма стилетов. У индийской формы стилет сильно расширяется на заднем конце.

Сюзеллом (Sewell, 1922) описано еще несколько сравнительно мелких Xiphidiocercariae, лишенных виргулы, но с 3 парами желез проникновения: *C. indica* XL, *C. indica* XVIII, *C. indica* XIX, *C. indica* XLVI. Все они отличаются от *C. agstaphensis* 21 и *C. agstaphensis* 8 формой, размерами, расположением и характером грануляции секрета желез проникновения.

Тубангуи (Tubangui, 1928) на Филиппинах у *Ampullaria lagunorensis* обнаружил *C. rarissima* Tubangui, 1928, а у представителей сем. Thiaridae (=Melaniidae) — *C. melaniasperata* Tubangui, 1928. Оба этих вида отличаются от *C. agstaphensis* 21 и *C. agstaphensis* 8 заметно большими размерами и совершенно иным строением стилета.

Среди многочисленных южноафриканских стилетных церкарий, обладающих 3 парами желез проникновения (Porter, 1938), *C. isipingoensis* Porter, 1938 из *Melanoides tuberculatus* наиболее близка к *C. agstaphensis* 21 и *C. agstaphensis* 8. Однако личинки этого вида более крупные и обладают вооружением по всей поверхности тела и хвоста. Сходные железы проникновения описаны и у *Cercaria spirulina* Porter, 1938, но эти личинки более крупные, а главное развиваются они в легочных моллюсках *Planorbis andersoni*.

Несмотря на наличие целого ряда общих признаков (форма тела, размеры, некоторые детали строения железистого аппарата и вооружения и др.), *C. agstaphensis* 21 и *C. agstaphensis* 8 легко дифференцируются друг от друга. Главным образом *C. agstaphensis* 21 отличается от *C. agstaphensis* 8 полным отсутствием виргулы (у второго вида края ротового отверстия утолщены, что может рассматриваться как начальный этап становления виргулы — Манафов, 1990; Galaktionov, Dobrovolskij, 2003), размером хвоста (у второго вида он значительно длиннее), строением стилета, характерной позой покоя и более толстыми протоками желез проникновения. Кроме того, оба вида различаются количеством циртоцитов — у *C. agstaphensis* 8 их 24, а у *C. agstaphensis* 21 их 16. Как уже говорилось выше, это позволяет рассматривать 2 варианта экскреторной формулы: $2[(2+2)+(2+2)] = 16$, или $2[(2+1+1)+(1+1+2)] = 16$.

Первый вариант экскреторной формулы характерен для представителей сем. Microphallidae. Среди личинок, обнаруженных у меланопсид, подобной экскреторной формулой обладает лишь *C. agstaphensis* 16, которая и по ряду других морфологических признаков демонстрирует известное сходство с *C. agstaphensis* 21. Для обеих форм характерно полное отсутствие виргулы, явное сходство в вооружении тегумента и строении стилета.

Отличия же между этими двумя формами проявляются в первую очередь в строении желез проникновения. У *C. agstaphensis* 21 все 3 пары клеток содержат мелкозернистый секрет и различаются между собой лишь по характеру преломления света — первые 2 пары относительно небольших клеток прозрачны, а 3-я кажется более темной (рис. 2, б, в). У *C. agstaphensis* 16 относительно крупные клетки 1-й и 3-й пар сильно преломляют свет и потому кажутся более темными, а небольшие железы 2-й пары практически прозрачны (рис. 4, а).

Кроме того, у *C. agstaphensis* 16 относительно хорошо развита пищеварительная система, имеющая просвет по всей длине ветвей кишечника. У *C. agstaphensis* 21 пищевод и ветви кишечника представлены сплошными клеточными тяжами. Глотка также недоразвита — это всего лишь простое скопление слабо дифференцированных миобластов. В то же время у *C. agstaphensis* 16 фаринкс более развит и четко выражен. У *C. agstaphensis* 16 также существенно в большей степени, чем у *C. agstaphensis* 21, дифференцирован половой зачаток. И наконец, в паренхиме *C. agstaphensis* 16 всегда присутствуют мелкие липидные капли, которых никогда не бывает у *C. agstaphensis* 21.

Перечисленные выше признаки отличают *C. agstaphensis* 16 не только от *C. agstaphensis* 21, но и от всех остальных Xiphidiocercariae, обнаруженных у моллюсков меланописид. Сходная экскреторная формула и явно выраженная тенденция к преждевременному развитию половой системы свойственны микрофаллидам (сем. Microphallidae). Однако выходящие в воду личинки представителей этого таксона характеризуются иным строением стилета, убиквитностью и еще более короткими ветвями кишечника. Таким образом, в настоящее время без детального изучения жизненного цикла этой формы ответить на вопрос о ее положении в составе Plagiorchiida не представляется возможным.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность сотруднику СПбГУ А. А. Добровольскому за ценные советы, помощь и поддержку в процессе выполнения настоящей работы.

Список литературы

- Алекперов И. Х., Манафов А. А. 1995. Модифицированный метод импрегнации и его преимущества. Зоол. журн. 74 (2): 139—143.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. 1998. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука. 404 с.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. 1963. Новый метод обнаружения сенсилл личинок трематод и значение этих образований для систематики. ДАН. 151 (2): 460—463.
- Манафов А. А. 1990. Фауна партенит и церкарий трематод моллюсков *Melanopsis praemorsa* (L.) из Северного Азербайджана. Баку. Деп. в ВИНТИ 01.08.90, № 4360.
- Манафов А. А. 2008. Две новые виргулидные церкарии из пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.). Паразитология. 42 (6): 467—475.
- Манафов А. А. 2010. Некоторые итоги изучения трематодофауны пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) в водоемах Азербайджана. 2. *Cercaria rhionica* II. Паразитология. 44 (6): 457—465.
- Манафов А. А. 2011. Некоторые итоги изучения трематодофауны пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) в водоемах Азербайджана. 2. Новые виргулидные церкарии. Паразитология. 45 (1): 37—49.
- Петрушевский Г. К., Петрушевская М. Г. 1960. Достоверность количественных показателей при изучении паразитофауны рыб. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. М.: Наука. 19: 333—343.
- Плохинский Н. А. 1978. Математические методы в биологии. М.: МГУ. 264 с.

- Bayssade-Dufour Ch. 1979. L'appareil sensoriel des cercaries et la systematique des trematodes digenétiques. Mem. Mus. nat. hist. natur. Ser. A. Zool. 113: 81 p.
- Galaktionov K. V., Dobrovolskij A. A. 2003. The biology and evolution of Trematodes. Boston, Dordrecht, London: Kluwer Academic Publ. 294 p.
- Porter A. 1938. The larval trematodes found in certain south African mollusca with special reference to schistosomiasis (Bilharziasis). South Afr. Inst. Med. Res. 8 (42): 492 p.
- Richard J. 1971. La chetotaxie des cercaires. Valeur systematique et phyletique. Mem. Mus. nat. hist. natur. Ser. A. Zool. 67: 179 p.
- Sewell R. 1922. Cercaria Indicae. Ind. Journ. Med. Res. 10 (1): 370 p.
- Tubangui M. A. 1928. Larval trematodes from Philippine snails. Philipp. Journ. Sci. 36 (1): 37—54.

SOME RESULTS OF THE STUDY OF TREMATODE FAUNA
OF THE FRESHWATER MOLLUSC MELANOPSIS PRAEMORSA (L.)
FROM AZERBAIJAN WATER BODIES.
REPORT 3. NEW SPECIES OF STYLET CERCARIA

A. A. Manafov

Key words: Xiphidiocercariae, *Melanopsis praemorsa*, *Cercaria agstaphensis*, morphology, chaetotaxy

SUMMARY

The structure (illustrated by pictures) and differential diagnoses of 3 new closely related forms of stylet cercaria (*Cercaria agstaphensis* 8, *Cercaria agstaphensis* 21 and *Cercaria agstaphensis* 16) are given. Special attention was paid to the armament of the glandular apparatus, to the excretory and digestive systems, and to other taxonomically important structural peculiarities.